

オーキシン生合成阻害剤によるトマト苗の伸長抑制及び成長と環境応答のモデル化

農研機構野菜花き研究部門
野菜生産システム研究領域
東出 忠桐

添野ら(2010)は、L- α -アミノオキシ- β -フェニルプロピオン酸(AOPP; $C_6H_5CH_2CH(OH)COOH$)がアラビドプシスの根の伸長や重力活性及び根毛形成に影響を与えることを明らかにした。また、この根の成長抑制は、同時に外生オーキシン IAA を添加した場合にはみられないことを示した。さらにトマト及びイネでも AOPP が、内生 IAA レベルを低下させること、オーキシンの生合成を直接、阻害することを明らかにした。

オーキシンは植物の生育に関わるたくさんのプロセスを調節している。このためオーキシンの生合成阻害剤は、根の成長抑制だけでなく、新しい形式の農薬や成長遅延作用を持つ植物成長調節剤への発展する可能性がある。しかし、農薬や成長調節剤として、オーキシン阻害剤を実用化するには、多種の作物で効果が有効であるか確認する必要がある、効果的な使用方法の開発も重要である。作物を栽培するには大量の土壌や養液等を必要とすることから、根への阻害剤の直接添加は、実用的な使用方法としては難しいといえる。本報告では、阻害剤の実用化を視野に入れて茎葉への阻害剤散布を試みた。また、植物の成長には様々な環境要因が関係することから、本報告では、日射や温度、 CO_2 濃度のような環境条件が異なる場合の阻害剤の効果を調査した。

AOPP はオーキシンの生合成を阻害するだけでなく、フェニルアラニン・アンモニア・リアーゼ(PAL)の阻害

剤としても知られる。本研究の目標はオーキシン生合成だけを阻害する新しい剤を開発することである。そこで、化学反応性の高い AOPP のアミノオキシグループにフタノイル基を導入した新しい化合物を作成して検討した。

オーキシンが植物の伸長、細胞壁の力学的性質に影響していることはよく知られる。オーキシンが植物細胞からの水素イオンの放出を促進することで、細胞壁の応力を緩和し、その結果、細胞伸長が促進する。したがって、もし、オーキシン生合成阻害剤によりオーキシン濃度が低下すれば、応力緩和を阻害し、茎伸長や葉面積の拡大も抑制される可能性がある。植物の成長は葉の光合成による物質生産によって決まることから、オーキシン阻害剤によって葉の拡大が阻害されれば、物質生産にも影響があらわれ、その結果、成長も抑制されると考えられる。阻害剤を農業生産で実用化するには、阻害剤の直接的な効果と合わせて、このような間接的な影響も考慮する必要がある。本報告では、阻害剤の効果を異なる環境条件下で再現するため、伸長阻

害と物質生産についてモデル化した。そして、環境条件の違いによる影響をシミュレーションして実際の結果と比較して検証した。

材料及び方法

オーキシン生合成阻害剤の内生 IAA 含量に及ぼす影響

オーキシン生合成阻害剤として、AOPP (MW 181.19) 及び新化合物(S)-メチル 2-((1,3-ジオキソイソインドリン-2-イル)オキシ)-3-フェニルプロパニート(KOK-1101; 図-1)を調査した。新化合物 KOK-1101 は、(S)-2-ブロモ-3-フェニルプロピオン酸(KOK1089)及び(S)-メチル 2-ブロモ-3-フェニルプロパニート(KOK-1090)を経てD-(+)-フェニルアラニン(KOK-1001)より合成したものである(図-2)。

これらの化合物がオーキシンの生合成を阻害するか確認するため、トマト苗の内生 IAA 含量に対する効果を調べた。トマト‘桃太郎ヨーク’を

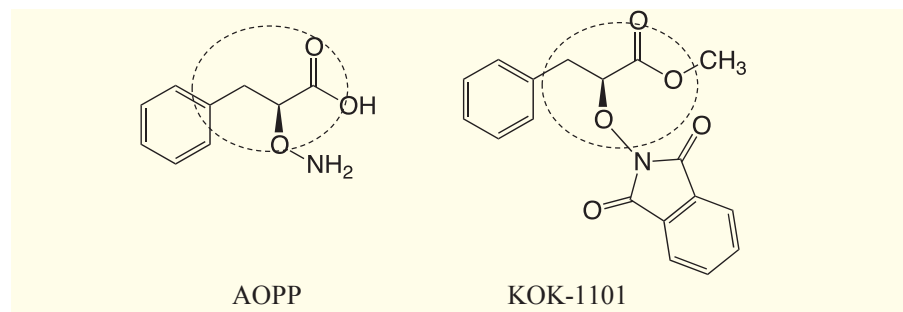


図-1 本報告で用いたオーキシン生合成阻害剤 L- α -アミノオキシ- β -フェニルプロピオン酸(AOPP)、及び類似構造を持つ(破線)新化合物:(S)-メチル 2-((1,3-ジオキソイソインドリン-2-イル)オキシ)-3-フェニルプロパニート(KOK-1101)

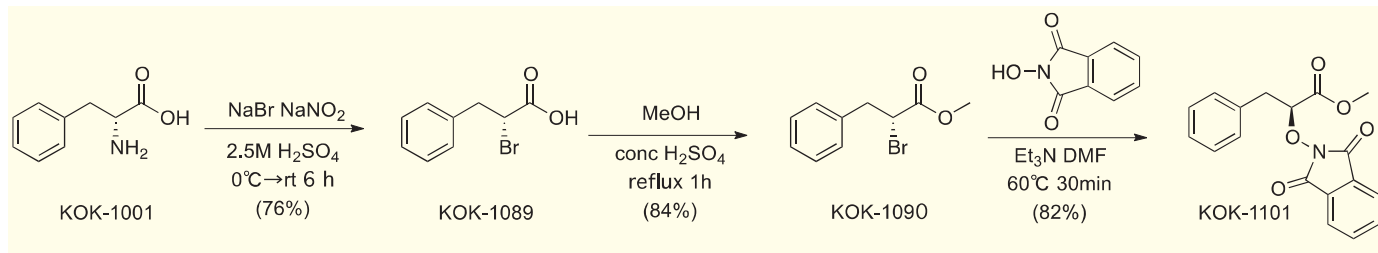


図-2 KOK-1101; (S)-メチル 2-((1,3-ジオキソインドリン-2-イル)オキシ)-3-フェニルプロパニオートの合成

発芽後，7日間（16時間日長，明期 24℃，暗期 20℃，0.8%寒天培地）で育てた後，試験管に移植して水で1日間，振とう培養（60 rpm）した。そこに 30 μ mol の AOPP 及び KOK-1101 を添加して3時間処理した。内生 IAA 含量は，苗の地上部と地下部に分けて，LC-MS/MS を用いて測定した。アラビドプシスに対しても同様な処理を行い，IAA 含量を測定した。

異なる環境条件におけるトマト苗への AOPP 散布の影響

トマト苗の準備：トマト種子（品種：桃太郎ヨーク，タキイ種苗）を 30℃で2日間催芽処理し，ロックウール粒状綿（ニットーポー，栽培用ロックファイバー粒状綿 66R）を詰めた 288 穴トレイに播種した。播種したトレイを人工光育苗施設（苗テラス）へ搬入し，電気伝導度（EC）1.8dS \cdot m⁻¹ に調整した液肥（住友化学，ハイテンポ Ar 及び Cu 混合液）を2日毎に底面灌水した。以下の実験を完全無作為区画計画法（CRBD）にて2反復あるいは3反復で行った。

自然光-低温-大気 CO₂ 濃度 (LT-AC) 条件：2010 年 1 月 21 日に播種し，人工光育苗装置にて 16 時間日長，昼夜温をそれぞれ 30 及び 23℃，光合成有効光量子束密度（PPFD）を約 400 μ mol \cdot m⁻² \cdot s⁻¹，CO₂ 濃度を 900 μ mol \cdot mol⁻¹ として育苗した。播種より 6 日後，農研機構野菜茶業研究所内（愛知県知多郡武豊町）の単棟ガラス温室（18 \times 8m，軒高 4 m）にト

マト苗を搬入した。温室では温風暖房機（ネボン，KA-201）によって最低気温 13℃設定で加温し，トレイ下には温床線を設置して培地温が 10℃以上となるように加温した。温室の換気窓は昼間 28℃で開くように設定し，夜間（17:00～翌日 8:00）は保温カーテンを使用した。培養液には大塚 A 処方を用い，EC を 1.0dS \cdot m⁻¹ に調整して，毎日，底面給液によって灌水した。ハウス内では，気温，培地温，日射及び光合成有効光量子束密度（PPF）を2分毎に記録した。実験期間中の平均気温（昼），平均気温（夜），平均日積算日射及び平均日積算 PPFD は，それぞれ 18.1, 11.3℃，4.0 MJ \cdot m⁻² \cdot d⁻¹ 及び 8.0 mol \cdot m⁻² \cdot d⁻¹ (233 μ mol \cdot m⁻² \cdot s⁻¹ にて約 9.5 時間日長に相当)であった。

播種後 11～13 日（同年 2 月 2 日～4 日）及び 18～20 日（2 月 9 日～11 日）の 6 日間，毎日 10:00～11:00 に 100 μ M AOPP 液（個体あたり有効成分量（a.i.）12.1 μ g）及び 0 μ M AOPP 液をトマト苗の茎葉部に散布処理した。散布処理は 3 反復（1 反復当たり 84 個体）を行い，1 回 1 区画 25 個体につき約 17mL の液を植物体の地上部全体に噴霧処理した。溶液の変質を防ぐため，AOPP の溶解及び調整は散布処理直前に行った。AOPP をジメチルスルホキシド（DMSO）に溶解した後，水（イオン交換水）で希釈調整し，100 μ M（DMSO 濃度 1%）とした。

播種 10 日後及び 21 日後，処理区

当たり 25 個体/区画についてサンプリングし，葉数（葉長 5mm 以上），莖長，地上部新鮮重・乾物重及び乾物含量を測定した。また，葉面積を 10 個体/処理/区画について測定した。以下の式に基づき，散布処理前後で相対成長速度（RGR）及び純同化率（NAR）を求めた。

$$RGR = \{\ln(W_2) - \ln(W_1)\} / (t_2 - t_1) \quad [1]$$

$$NAR = (W_2 - W_1) / (t_2 - t_1) \cdot \{(\ln(A_2) - \ln(A_1)) / (t_2 - t_1)\} \quad [2]$$

ただし，W₁ 及び W₂: t₁ 及び t₂ 時点の地上部乾物重 (g)，A₁ 及び A₂: t₁ 及び t₂ 時点の葉面積 (m²) である。

人工光（蛍光灯）-高温-大気 CO₂ 濃度 (HT-AC) 条件：2010 年 2 月 9 日に播種し，人工光育苗装置にて 16 時間日長，昼夜温をそれぞれ 30 及び 25℃とし，PPFD 約 400 μ mol \cdot m⁻² \cdot s⁻¹，CO₂ 濃度 370 μ mol \cdot mol⁻¹ で育苗した。散布処理直前に濃度の異なる 4 種類の AOPP 溶液を調整した。AOPP-DMSO 濃度は，それぞれ，600-469, 100-78, 0-469 及び 0-0 ([μ M]-[mM]) である。溶液の散布処理は，播種 10 日後より連続して 6 日間，毎日 10:00～11:00 に，1 回 1 区画 25 個体あたり約 17mL の液を植物体の地上部全体に噴霧した。個体あたり有効成分量（a.i.）は，600-469 液及び 100-78 液で，それぞれ 72.5 及び 12.1 μ g であった。播種 10 日後及び 16 日後に 15 個体/処理/区画について，LT-AC と同様にサンプリング調査を行った。

人工光（蛍光灯）-適温-高 CO₂ 濃度 (MT-HC) 条件：2010 年 7 月 28 日に播種し，16 時間日長，昼夜温をそれぞれ 23 及び 17 °C とし，PPFD 約 400 μmol · m⁻² · s⁻¹，CO₂ 濃度 900 μmol · mol⁻¹ で育苗した。散布処理直前に 5 種類の溶液 [100 μM AOPP (78 [mM DMSO]), 10 μM AOPP (8), 100 μM KOK-1101 (78), 10 μM KOK-1101 (8), and 0 μM 阻害剤 (156)] を調整した。播種 14 日後より連続 6 日間，毎日 10 : 00 ~ 11 : 00 に散布処理を行った。25 個体 / 処理区 / 反復とし，2 反復にて散布実験を行い，1 処理区当たり約 25 mL の液を噴霧した。個体あたり有効成分量 (a.i.) は，100 μM AOPP では 18.1 μg，10 μM AOPP では 1.8 μg，100 μM KOK-1101 では 32.5 μg，10 μM KOK-1101 では 3.3 μg であった。播種 13 日後及び 20 日後，20 個体 / 処理を 2 反復について，LT-AC と同様にサンプリング調査を行った。

植物の成長と応答に対する阻害剤散布の効果のモデル化

植物の葉面積の増加は，乾物生産に基いて以下のようにあらわすことができる。

$$dLAI/dt = vl \cdot dDM/dt \quad [3]$$

ただし，*LAI*：葉面積指数の増加速度 (m² · m⁻² · d⁻¹)，*DM*：乾物生産 (g · m⁻² · d⁻¹)，*vl*：乾物重増加当たりの葉面積拡大速度 (m² · g⁻¹) である。

オーキシン阻害剤による葉面積拡大の阻害を次のように表した。

$$dLAI/dt = i \cdot vl \cdot dDM/dt \quad [4]$$

なお，*i* は阻害係数である。

作物の受光量は群落の吸光係数，葉面積指数で表すことができることから (Monsi · Saeki, 1953)，作物の乾物生産速度は以下の式で表した。

$$dDMp/dt = LUE \cdot (1 - e^{-kLAI}) \cdot Sr \quad [5]$$

ただし，*Mp* はポテンシャル乾物重 (光合成同化に制限がない場合の理想的な乾物生産)，*LUE*：光利用効率 (g · mol⁻¹)，*k*：群落の吸光係数，*Sr*：光合成有効光量子 (mol · m⁻²) とした。

光合成は，光が強いときや CO₂ 濃度が高い場合に低下 (ダウンレギュレーション) する場合がある。光合成同化産物が葉に蓄積が一定以上になると光合成が抑制され，結果として乾物生産も低下する。ポテンシャル乾物生産は，このような光合成の抑制がないと仮定した場合の乾物生産を表す。本報告では，光合成同化産物の蓄積により乾物生産が抑制されるとし，植物体の大きさによって同化産物の貯蔵量や利用速度は，左右されると仮定した。つまり，植物体が小さい場合に光合成同化がさかんであると物質生産の抑制は大きくなり，植物体が大きい場合にはその抑制は小さいと仮定して，乾物生産の上限を以下のように表した。

$$l = m \cdot M \quad [6]$$

ただし，*l* は乾物生産の上限 (g · m⁻² · d⁻¹)，*m* は貯蔵できる同化産物量や構造物の合成速度の係数とする (g · g⁻¹ · d⁻¹)，*M* は乾物重 (g · m⁻²) である。

以下のように，実際の乾物生産 (*M*；g · m⁻²) は，ポテンシャル乾物生産よ

り小さい場合はポテンシャル乾物生産と同等とし，それ以上の場合には抑制されるとした。

$$1 \cdot (1 - e^{-dDMp/dt}) > dDMp/dt \text{ の場合, } dDM/dt = dDMp/dt$$

$$1 \cdot (1 - e^{-dDMp/dt}) < dDMp/dt \text{ の場合, } dDM/dt = 1 \cdot (1 - e^{-dDMp/dt}) \cdot dDMp/dt \quad [7]$$

葉面積拡大と AOPP 濃度との用量反応関係

オーキシン阻害剤による葉面積拡大の阻害を示す抑制係数 *i* (式 4) を求めるため，AOPP 濃度と伸長等との関係を調べた。人工光育苗装置にて，16 時間日長，23-17 °C (昼 - 夜)，PPFD 約 370 μmol · m⁻² · s⁻¹，CO₂ 濃度 370 μmol · mol⁻¹ でトマト苗を育て，25 個体 / 処理 / 反復，CRBD により 2 反復の試験を行った。AOPP 濃度の異なる 6 種類の溶液，0，10，100，300，600 及び 1200 μM の AOPP 液 (391 mM DMSO) を，散布直前に作製した。葉及び茎に対して処理区当たり約 25 mL (植物個体あたり有効成分量 (a.i.) は，それぞれ 0，1.8，18.1，54.4，108.7 及び 217.4 μg) を散布した。散布処理は，播種 10 日後より連続して 6 日間，毎日 10 : 00 ~ 11 : 00 に行った。播種 10 日後及び 16 日後，1 処理区当たり 10 個体について LT-AC の場合と同様なサンプリング調査を行った。用量反応曲線を想定し，地上部乾物重及び葉面積について以下の回帰式を求めた。

$$Wp = Bw + (Tw - Bw) / (1 + C/EC_{w50}) \quad [8]$$

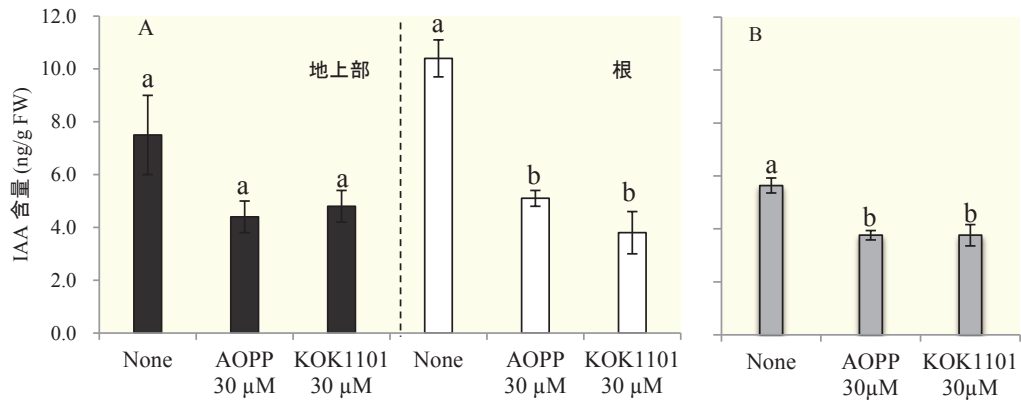


図-3 トマト苗の地上部・地下部 (A) 及びアラビドプシス (B) の内生 IAA 含量に及ぼす AOPP 及び KOK-1101 の影響
播種 8 日後。図中、異なるアルファベットは同一植物部位で有意差があることを示す ($P < 0.05$ ANOVA 後, Tukey's 多重比較検定 ($n = 3$ (A), 4-10 (B))). エラーバーは SE を示す。

$$Ap = Ba + (Ta - Ba) / (1 + C/EC_{a50}) \quad [9]$$

ここで Wp 及び Ap は、それぞれ個体あたりの地上部重 (g) 及び葉面積 (mm^2), Bw 及び Ba はそれぞれ地上部重及び葉面積の最大抑制を示す。また、 Tw 及び Ta は、それぞれ地上部重及び葉面積の最大を示す。 C を AOPP 濃度 (μM), 地上部重及び葉面積が 50% になるときの濃度をそれぞれ EC_{w50} 及び EC_{a50} とした。

モデルの検証と強光及び弱光条件下の成長予測

モデルの検証は HT-AC 及び MT-HC 条件において行った。計算に用いた係数は LT-AC 条件をもとに求めた。LT-AC では、阻害剤なし ($0\mu\text{M}$ AOPP) 時の葉面積の増加速度を 1 とすると、 $100\mu\text{M}$ の AOPP 液散布時の葉面積増加速度は 0.74 であった。これから $100\mu\text{M}$ AOPP のときの阻害係数、 $i = 0.74$ とし、式 [9] の用量曲線に基づき、AOPP 濃度 10 及び $600\mu\text{M}$ の場合を、それぞれ、 $i_{0.1} = 0.97$ 及び $i_6 = 0.359$ とした。光利用効率 (LUE) は Higashide・Heuvelink (2009) と同様に LT-AC 条件で積算受光量と総乾物生産の関係から求め、 $LUE = 0.795 \text{ g}\cdot\text{mol}^{-1}$ となった。吸光係数 $k = 0.8$ は、Higashide・

Heuvelink (2009) に基づいた。同化速度の上限の係数 m は、実験中の RGR の最大値を参考に、 $m = 0.260 \text{ (g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1})$ とした (東出, 未公表)。乾物重増加当たりの葉面積拡大速度: v には、各条件の散布処理直前の SLA (比葉面積) を用いた。乾物重及び LAI の初期値は、各条件の散布処理直前の値を用いた。

これらの係数を式 [3] ~ [7] に導入してシミュレーションを行った。シミュレーションは日積算 PPFD をもとに行い、温度と CO_2 濃度の影響は反映しなかった。HT-AC 及び MT-HC 条件における地上部乾物重及び LAI を毎日、予測算出した。モデルが適切であるかの検証は、シミュレーションによる予測値と HT-AC 及び MT-HC 条件における実測値を比較することで行った。検証に用いたデータセットはモデル作成に用いたデータとは全く無関係である。地上部乾物重と LAI の予測値と実測値とを比較してピアソンの相関係数を求め、モデルの検証を行った。

結果及び考察

内生 IAA 含量に対するオーキシシン合成阻害剤の影響

トマト苗の根の内生 IAA 含量は、

AOPP や KOK-1101 を添加しない場合に比べ、これらの阻害剤を散布した場合に有意に低かった (図-3)。このとき、AOPP と KOK-1101 による違いは、根の IAA 含量にはみられなかった。トマト苗の地上部の IAA 含量は、AOPP や KOK-1101 を添加した場合、わずかに低下したが、有意差はみられなかった。アラビドプシスの IAA 含量は AOPP や KOK-1101 を添加した場合に有意に低下した。AOPP と KOK-1101 による違いは、アラビドプシスの IAA 含量においてもみられなかった。

異なる環境条件における阻害剤の効果

表-1 はトマト苗に対する阻害剤散布の影響を示す。LT-AC (自然光-低温-大気 CO_2 濃度条件) では、地上乾物重、莖長及び葉面積は、 $0\mu\text{M}$ 液散布の場合より $100\mu\text{M}$ の AOPP 液散布の場合に有意に小さかった。葉数及び乾物含量には AOPP 散布による違いはみられなかった。RGR は AOPP 散布により有意に低下したが、NAR には差はみられなかった。

HT-AC (人工光-大気 CO_2 濃度-高温条件) では、AOPP- $0\mu\text{M}$ の場合に比べ、AOPP- $600\mu\text{M}$ 及び $100\mu\text{M}$ の場合に莖長が有意に小さかつ

表-1 異なる環境条件で育てたトマト苗に対する阻害剤散布の成長関連要素への影響

日射 ($233\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 大気 CO_2 濃度及び低温 ($18.1\text{-}11.3\text{ }^\circ\text{C}$, 昼-夜), 播種 21 日後 (LT-AC); 蛍光灯 ($400\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 大気 CO_2 ($370\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) 及び高温 ($30\text{-}25\text{ }^\circ\text{C}$), 播種 16 日後 (HT-AC); 蛍光灯, 高 CO_2 ($900\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) 及び適温 ($23\text{-}17\text{ }^\circ\text{C}$), 播種 20 日後, SLA, 比葉面積; RGR, 相対成長速度; NAR, 純同化率

環境条件	阻害剤 (μM)		地上部乾物重 (g/個体)	葉数 (葉/個体)	莖長 (cm/個体)	葉面積 (cm^2 /個体)	乾物含量 ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	SLA ($\text{m}^2\cdot\text{g}^{-1}$)	RGR ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$)	NAR ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$)	
LT-AC	AOPP	100	0.048 ** ^z	3.0 NS	6.2 *	12.6 *	0.112 NS	0.026 NS	0.068 *	2.63 NS	
		0	0.055	3.1	6.5	14.5	0.112	0.027	0.081	2.93	
HT-AC	AOPP	600	0.046 b ^y	2.8 b	6.5 c	9.0 b	0.107 a	0.021 b	0.192 b	7.88 a	
		100	0.061 a	3.3 a	6 b	16.0 a	0.101 b	0.026 a	0.259 a	10.43 a	
		0	0.061 a	3.0 ab	7.7 a	14.3 a	0.097 b	0.024 ab	0.257 a	10.75 a	
MT-HC	AOPP	100	0.059 a	3.9 a	4.6 c	9.7 c	0.144 a	0.017 b	0.17 a	8.72 a	
		10	0.069 a	4.0 a	4.7 bc	14.9 ab	0.109 c	0.022 a	0.19 a	8.80 a	
		KOK-1101	100	0.073 a	3.8 a	4.6 c	12.6 b	0.132 ab	0.018 b	0.20 a	10.27 a
			10	0.067 a	4.1 a	5 ab	15.6 a	0.103 c	0.025 a	0.19 a	8.23 a
		0	0.073 a	4.1 a	4.8 bc	15.1 a	0.108 c	0.022 a	0.20 a	8.80 a	

^z NS: 有意差なし; * 及び ** は, それぞれ 0.05 及び 0.01 レベルで t 検定により有意差あり; n = 25 (ただし, 葉面積のみ n = 10)

^y 異なる文字は同列同一環境条件において有意差あり ($P < 0.05$; ANOVA 後、Tukey's 多重比較検定; n = 15 (HT-AC), 20 (MT-HC))

た (表-1)。莖長以外には, AOPP-0 μM と 100 μM との間に有意な差はみられなかった。AOPP-600 μM 散布の場合, 他の処理区に比べて, 地上乾物重, 莖長, 葉面積及び RGR は有意に小さく, 乾物含量は有意に大きかった。HT-AC 条件でも処理区間で NAR には差はみられなかった。したがって, AOPP 散布は植物の体積成長を抑制するが, 直接, 物質生産の効率を抑制するわけではないと考えられる。RGR に違いがみられる場合には, NAR の減少よりも葉面積の減少による影響が大きいといえる。

MT-HC (人工光-高 CO_2 濃度-適温条件) では, 地上部乾物重, 葉数, RGR 及び NAR には散布処理による有意な差はみられなかった (表-1)。莖長及び SLA は, KOK-1101 散布では, 10 μM の場合に比べて 100 μM の場合に有意に小さかった。葉面積は AOPP-100 μM の方が KOK-1101-100 μM よりも有意に小さかったが, 葉面積と SLA は, AOPP-100 μM か KOK-1101-100 μM の場合に 0

μM 散布に比べて有意に小さかった。乾物含量は, AOPP-100 μM や KOK-1101-100 μM 散布の場合, 0 μM 散布に比べて有意に多かった。これらから, KOK-1101 にも AOPP と同様に植物体積の成長を抑制する作用があると推察できる。

阻害剤濃度と成長抑制の関係とモデルによるシミュレーション

図-4 は, AOPP 濃度の対数に対する地上部重及び葉面積を示す。地上部重も葉面積も AOPP 濃度が高くなるにつれて減少した。地上部重及び葉面積には, 10-1200 μM AOPP の範囲で濃度依存性の抑制がみられ, 用量反応曲線を想定した地上部及び葉面積に対する回帰式が得られた ($r^2 = 0.990$ 及び 0.998)。葉面積が 50% に抑制される時の AOPP 濃度, EC_{50} (321) は, 地上部乾物重が 50% となる濃度, EC_{50} (589) よりも低いことから, 地上部重よりも葉の拡大の方が低い濃度で抑制されることがわかる。この結果は, 乾物生産よりもまず先に葉面積の

拡大が抑制され, 葉面積抑制の結果, 乾物生産が抑制されることを示唆する。

モデルを用いて, 異なる環境条件 (HT-AC 及び MT-HC) における AOPP 散布処理の有無が植物の成長に及ぼす影響を予測した。図-5 は AOPP 散布の有無が地上部重及び葉面積に対する影響の予測値と実測値とを示し, 地上部重及び葉面積の AOPP 散布による減少は環境条件によって異なった。地上部重の予測値は実測値に極めて強い相関がみられた ($r = 0.97$, $P < 0.01$)。葉面積の予測値も実測値に強い相関がみられた ($r = 0.89$, $P < 0.05$)。は, 弱光条件及び強光条件において, 100 μM の AOPP 散布を行うと地上部重及び葉面積は散布しない場合に比べてどのように異なるかを予測したものである。地上部重及び葉面積の予測値は, AOPP を散布しない場合に比べて AOPP 散布した場合に小さくなった。AOPP 散布なしの場合を 100% とすると, AOPP 処理時の地上部重及び葉面積の割合は, 強光時 (そ

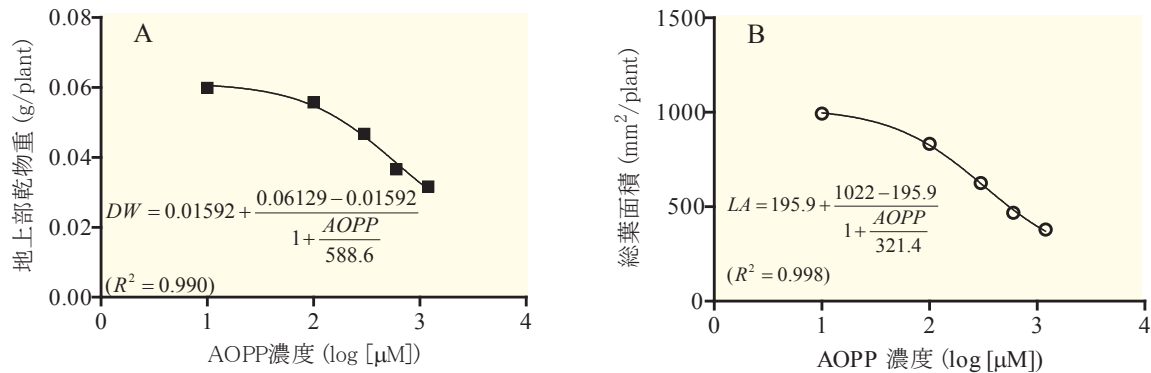


図-4 トマト苗の地上部乾物重 (A; DW) 及び葉面積 (B; LA) に対する AOPP 濃度の影響
 蛍光灯光源 (368 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ PPF), 大気 CO₂ (370 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$), 適温 (23 °C 昼, 17 °C 夜), 播種 16 日後. 回帰曲線は用量反応曲線 (式 [8] 及び [9]); EC_{w50} 及び EC_{a50} はそれぞれ 589 及び 321; n = 20

れぞれ, 94 及び 79%) よりも弱光時 (92 及び 73%) の方がわずかに小さい。

総合考察

トマトの根及びアラビドプシスの内生 IAA 含量は, AOPP や KOK-1101 の苗への添加によって有意に低下した (図-3)。これより, AOPP と同様に KOK-1101 にもオーキシン生合成阻害作用があると示唆される。オーキシンの植物細胞の拡大における役割はよく知られているが, 細胞の伸長や葉の拡大をオーキシン類によって調節することは難しく, そのメカニズムもまだわかっていない。今回のオーキシン生合成阻害剤の伸長抑制の機構も作用部位もまたわかっていないが, 本結果から阻害剤によって葉の拡大や成長が抑制されることは明らかとなった (表-1 及び図-4)。

オーキシンとエチレンのような植物ホルモンの相互作用は葉の気孔コンダクタンスに影響する。もし, 本実験においてこのような相互作用や気孔閉鎖が生じていれば, 葉の光合成速度の低下やそれに伴う NAR の減少がみられる可能性がある。しかしながら, 異なる環境 3 条件で NAR に違いはみられなかったことから (表-1), オーキシン生合成阻害剤が直接, 同化効率を抑制することはないといえる。本実験で

は, 植物の体積に関係する茎の伸長や葉面積の拡大は環境条件にかかわらず阻害剤散布により減少したが, 乾物率や RGR のような特性に対する効果は環境条件によって異なった。これらの結果は, 図-4 において EC_{a50} が EC_{w50} よりも小さい, すなわち, 乾物重の抑制よりも葉面積の拡大の方が先に生じていることから示唆される。

添野らの報告では, アラビドプシス苗に 50 μM の AOPP を添加すると, 根の伸長や重力屈性の異常や根のねじれが生じた。根の重力屈性は, 根の細胞の上層と下層の透水性の違いによって生じると報告されており, オーキシンはこのプロセスを調節しており, 阻害剤がこれを阻害したため重力屈性に異常がみられたものと考えられる。添野らの実験では, 地下部を含めた植物体全体に阻害剤を添加したのに対し, 今回のような散布処理では阻害剤と接触したのは茎葉の表面のみであり, 茎葉の伸長抑制はみられたが, 重力屈性の異常はみられなかった。地上部と地下部の違いやトマトとアラビドプシスの違いを解明するには, オーキシン代謝の植物種による違いや阻害剤の添加方法による吸収の違いについて調査が必要である。

オーキシンの伸長に対する分子レベルのメカニズムは解明されつつあるが, 現在の知見では農業生産への利用

にはまだ不十分である。なぜなら, 農業生産は広い範囲の環境条件で行われており, 環境条件によって作物の反応は異なるからである。今回, オーキシン生合成阻害剤による葉面積や茎長の抑制は環境条件が異なってもみられたが, 乾物重や RGR に対する効果は環境条件によって異なった (表-1)。これから阻害剤の利用には環境要因の考慮が重要であると示唆された。農業生産における阻害剤利用には, 今回の環境条件よりもさらに広い範囲の環境条件で植物反応を調査する必要がある。

本報告では, 阻害剤による植物の伸長 (葉面積) 及び乾物生産の抑制についてモデル化した。このモデルにより異なる環境条件において, 乾物重や LAI の AOPP による減少が予測できた (図-5)。しかしながら, わずかながら実測値よりも予測値が小さく, 実測値に対する予測値の回帰式の傾きは乾物重及び LAI でそれぞれ 0.93 及び 0.87 であった。モデルでは SLA を w として定義したが, SLA は HT-AC よりも MT-HC の場合に小さかったことから (表-1), この SLA の変化のために予測値が小さくなったと考えられる。

本報告では, AOPP による成長抑制が強光時よりも弱光時に顕著になることを予測した (表-2)。これより, 強光時のように乾物生産が多い条件で

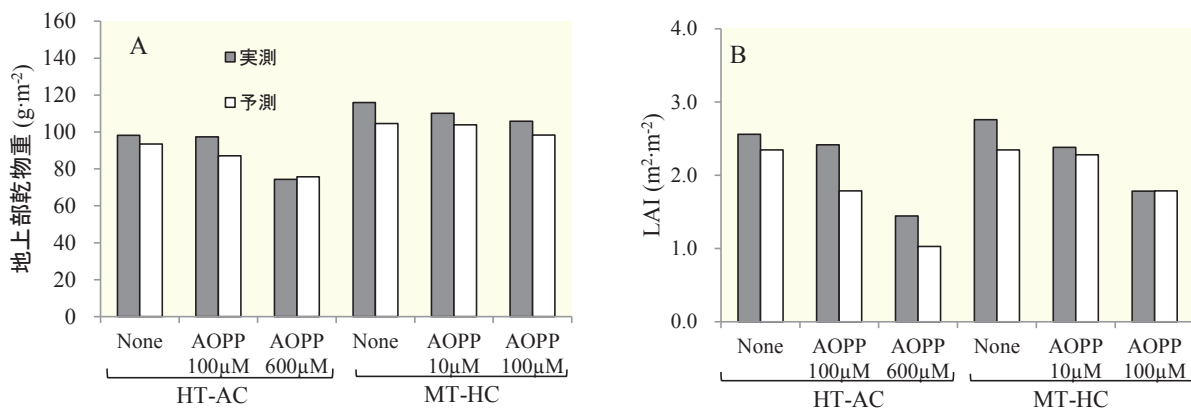


図-5 トマト苗の地上部乾物重 (A) 及び LAI (B) に対する AOPP 散布の影響についての予測と実測
HT-AC, 高温 (30 – 25 °C (昼–夜)), 大気 CO₂ (370 µmol · mol⁻¹); MT-HC, 適温 (23 – 17 °C (昼–夜)), 高 CO₂ (900 µmol · mol⁻¹ CO₂)。

表-2 強光及び弱光条件における地上部乾物重及び LAI へ及ぼす AOPP 処理の影響予測

PPFD ^z (mol · m ⁻² · d ⁻¹)	日	AOPP 100 µM	地上部乾物重 ^y (g · m ⁻² (%))	LAI ^y (m ² · m ⁻² (%))
11.4	14	散布あり	91.2 (92)	1.9 (73)
		散布なし	99.1 (100)	2.6 (100)
29.7	6	散布あり	91.8 (94)	1.7 (79)
		散布なし	97.7 (100)	2.2 (100)

^z 50% または 130% 日積算 PPFD (蛍光灯光源), HT-AC。

^y 乾物重及び LAI の初期値には HT-AC のものを使用。

は、オーキシン生合成が阻害されても成長には大きなマイナスとはならないことが予想される。一方、弱光時のような乾物生産の少ない条件では、オーキシン生合成が阻害されると成長の抑制はより大きくなると考えられる。つまり、植物の乾物生産にとって好適な条件よりも好適でない条件の方がオーキシンによる伸長反応が重要であると考えられる。このように、オーキシン生合成阻害を想定した場合の植物成長と環境応答についての検討に本モデルは有効である。

まとめ

オーキシン生合成阻害剤 AOPP 及び KOK-1101 はトマト苗の内生 IAA 含量を減少させ、2～3 葉期の苗の茎葉に散布した場合には茎長や葉面積のような植物体体積の成長を抑制する。この抑制は AOPP 濃度依存性のある用量反応である。NAR で表されるような物質生産効率には阻害剤による直接の影響はないとみられる。AOPP や KOK-1101 は、まず、葉の拡大を抑制し、その結果として物質生産が抑制される。つまり、葉面積の減少によって地上部乾物重及び RGR が減少する

のである。茎葉の伸長抑制に基づいたモデルにより乾物重や LAI を予測した結果、モデルに無関係な実測値を比べるとよく一致した。したがって、このモデルを用いれば、異なる環境条件における阻害剤の成長抑制効果や植物成長の推定が可能である。

引用文献

- Higashide T, and E. Heuvelink 2009. Physiological and morphological changes over the past 50 years in yield components in tomato. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 134, 460-465.
- Higashide, T. *et al.*, 2014. Suppression of Enlargement and Growth of Young Tomato Plants by Auxin Biosynthesis Inhibitor and Modeling the Growth and Environmental Response. *Scientific Reports*, 4, 4556.
- Monsi, M. and T. Saeki 2005. On the factor light in plant communities and its importance for matter production. *Ann. Bot.* 95, 549-567.
- Soeno, K. *et al.* 2010. Auxin biosynthesis inhibitors, identified by a genomics-based approach, provide insights into auxin biosynthesis. *Plant Cell Physiol.* 51, 524-536.